

ARTÍCULOS

Botanica Complutensis

ISSN: 1131-588X

<http://dx.doi.org/10.5209/BCOM.53207>EDICIONES
COMPLUTENSE

Polen de Zingiberales de humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina

Lilian Mónica Pasarelli*, Ana Clara Dedominici y Cristina Hilda Roller¹

Recibido: 7 octubre 2015 / Aceptado: 16 noviembre 2015

Resumen. Se presenta un estudio, efectuado con microscopía de luz y electrónica de barrido, de la morfología del polen de representantes nativos, naturalizados y cultivados de Zingiberales, que crecen en humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina. Las especies analizadas son *Canna glauca* y *C. indica* (*Cannaceae*), *Heliconia psittacorum*, *H. brasiliensis* y *H. rostrata* (*Heliconiaceae*), *Thalia geniculata* y *Maranta leuconeura* (*Marantaceae*), *Musa acuminata* × *balbisiana* y *M. × paradisiaca* (*Musaceae*), *Strelitzia nicolai* y *S. reginae* (*Strelitziaceae*), *Alpinia zerumbet*, *Hedychium coronarium* y *H. gardnerianum* (*Zingiberaceae*). Se encontraron granos esferoidales, oblados, apolares y heteropolares, inaberturados, con exinas delgadas e intinas gruesas con dos capas. Los tipos de ornamentación hallados son: equinados, típicos o micro-equinados, de *Cannaceae*, *Heliconiaceae* y algunas *Zingiberaceae*, muriformes, típicos o micro-muriformes (rugados, regulados, areolados) y lisos, presentes en *Musaceae*, *Strelitziaceae* y *Zingiberaceae*. El polen de *Thalia geniculata*, los granos rugados de *Musaceae* y los areolados de *Strelitziaceae* se describen por primera vez, y se analizan rasgos, como las hebras de elastina y el polenkit, que aportan caracteres actualizados para el conocimiento de los taxones seleccionados, poco difundidos desde el punto de vista palinológico.

Palabras clave: polen; *Canna*; *Heliconia*; *Thalia*; *Maranta*; *Musa*; *Hedychium*; Argentina.

[en] Pollen of Zingiberales from the Rio de la Plata wetlands and subtropical rainforests of northeastern Argentina

Abstract. A study of the morphology of the pollen of native, naturalized, and cultivated representatives of Zingiberales growing in the Río de La Plata wetlands, and Northeastern subtropical rainforests of the Argentina, was performed with light and electron microscopy. The analyzed species were *C. glauca* and *C. indica* (*Cannaceae*), *Heliconia psittacorum*, *H. brasiliensis* and *H. rostrata* (*Heliconiaceae*), *Thalia geniculata* and *Maranta leuconeura* (*Marantaceae*), *Musa acuminata* × *balbisiana* y *M. × paradisiaca* (*Musaceae*), *Strelitzia nicolai* and *S. reginae* (*Strelitziaceae*), *Alpinia zerumbet*, *Hedychium coronarium* and *H. gardnerianum* (*Zingiberaceae*). Spheroid, oblate, apolar and heteropolar, inaperturate grains were found, with thin exines, and thicker, two-layered intines. The ornamentation types were echinate, typical and micro-echinate, found in *Cannaceae*, *Heliconiaceae*, and some *Zingiberaceae*, muriforme types (rugate, rugulate, and areolate), and smooth or psilate exine surface ornamentations, present in *Musaceae*, *Strelitziaceae* and *Zingiberaceae*. *Thalia geniculata* smooth grains, *Musaceae* rugate grains, and *Strelitziaceae* areolate grains are described here by the first time. Other traits were analyzed, such as the presence of elastine threads and pollenkit. All these characters contribute to an update of the knowledge of these selected taxa, scarcely known from a palynological point of view.

Keywords: pollen; *Canna*; *Heliconia*; *Thalia*; *Maranta*; *Musa*; *Hedychium*; Argentina.

Cómo citar: Passarelli, L. M.; Dedominici, A. C. & Roller, C. H. 2016. Polen de Zingiberales de humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina. *Bot. complut.* 40: 147-160.

¹ Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 64 entre 120 y diagonal 113, B1904 DZB, Universidad Nacional de La Plata (Argentina)
E-mail: anadedomenici@yahoo.com.ar; tinar.cris@gmail.com
E-mail: lpasarelli@yahoo.com.ar, * Autor para la correspondencia

Introducción

Las Zingiberales incluyen plantas herbáceas cuyas hojas tienen láminas bien desarrolladas, con venas paralelas y transversales y frecuente presencia de ceras epicuticulares. Sus inflorescencias tienen flores dispuestas en cimas helicoidales, asociadas a brácteas comúnmente persistentes; hay variación en el número y morfología de los estambres, son comunes los tipos foliarizados petaloides y es frecuente la presencia de nectarios septales. El tapete es generalmente plasmodial, un carácter también presente en Commelinales e invade los lóculos de la antera, ya sea como periplasmodio o en forma celular, y envuelve los microsporocitos en el curso de su desarrollo (Dahlgren *et al.* 1985, Furness & Rudall 1999).

Los granos de polen en general son inaberturados (Zavada 1983, Dahlgren *et al.* 1985, Mangaly & Nayar 1990), aunque se encuentran espiroaberturados en *Costaceae* y monosulcados en algunas *Zingiberaceae*. Presentan un esporoderma constituido por una exina delgada y una intina más gruesa que la exina, generalmente formada por dos capas bien perceptibles. Kress *et al.* (1978) analizaron la ultraestructura de la pared de los granos de *Heliconia*, un género tratado posteriormente por Sanabria *et al.* (2007) en especies de Venezuela. Stone *et al.* (1981) estudiaron la ontogenia de la exina de *Tapeinochilos* (*Costaceae*), mientras que la pared del polen de *Strelitzia reginae* fue comparada con algunas Laurales por Hesse & Waha (1983) y analizado posteriormente por Stone (2009). Furness & Rudall (1999) estudiaron la microsporogénesis en Monocotiledóneas, describieron sus tipos en el orden y analizaron los datos conocidos hasta ese momento sobre la abertura de los granos de polen en las familias. Zona (2001) efectuó una amplia prospección de almidón en polen de monocotiledóneas comelinoides, que incluyó Zingiberales. Theilade *et al.* (2009) registraron la morfología polínica de 18 especies de *Zingiber* mientras que Furness & Rudall (2001) presentaron un resumen de los caracteres del polen y anteras en monocotiledóneas, incluyendo aspectos de su aplica-

ción a la sistemática del grupo. Rowley & Skvarla (1974) y, más recientemente, Ciciarelli *et al.* (2010) analizaron el polen de especies de *Canna* (*Cannaceae*).

La polinización ornitófila parece ser la más difundida en el orden (Cronk & Ojeda 2008, Bleiweiss 1998, McGuire *et al.* 2007, 2014; Tripp & McDade 2014) y en algunas Zingiberales neotropicales se mencionan también abejas del género *Euglossine* (Zucchi *et al.* 1969, Williams 1982, Ramírez *et al.* 2010). Sato (1948, 1960), Mahanty (1970) y Song *et al.* (2004), entre otros, analizaron la citología y sugirieron que los números cromosómicos básicos en el orden son $x = 7$ (9) 11.

Juntamente con Arecales, Commelinales y Poales (APG II 2003, APG III 2009), las Zingiberales, integran el clado de las monocotiledóneas comelinoides, tratado como monofilético sobre la base de la morfología y la biología molecular, como las secuencias *rbcL*, *rbcL*, *atpB* y *18S* (Dahlgren & Rasmussen 1983, Kress 1990, Chase *et al.* 1995, Duvall 1993, Kress 1995, Chase *et al.* 2000, Soltis *et al.* 2000, Freire Fierro 2004). Judd *et al.* (2002) las señalan como el orden más avanzado de las Monocotiledóneas y consideran ocho familias: *Cannaceae*, monotípica, con unas 20-22 especies, predominantemente neotropicales (Ciciarelli & Rolleri 2008); *Costaceae*, con unos 7 géneros y cerca de 100 especies de zonas tropicales de Asia, África y América; *Heliconiaceae*, también monotípica, con unas 7 especies neotropicales; *Lowiaceae*, con unas 15 especies agrupadas *sub Orchidanta* N. E. Brown, que crecen desde el S de China hasta Borneo; *Musaceae*, con 2 géneros y 35 especies; *Marantaceae*, con 31 géneros y unas 550 especies, predominantemente neotropicales; *Strelitziaceae*, con 3 géneros y unas 7-8 especies de las regiones tropicales y sub-tropicales de América y África, y *Zingiberaceae*, la familia más numerosa, con unos 50 géneros y unas 1400 especies originarias del paleotrópico (Indonesia y Malasia), introducidas o naturalizadas en Norteamérica, México, Antillas, Mesoamérica, Sudamérica, Asia, África y Australia.

El orden se encuentra representado en la Argentina por cinco familias y siete géneros,

algunos con especies nativas, como *Canna* (*Cannaceae*), *Heliconia* (*Heliconiaceae*) y *Thalia* (*Marantaceae*) y otros con especies introducidas y naturalizadas, como *Hedychium* (*Zingiberaceae*) y *Strelitzia* (*Strelitziaceae*). Las *Musaceae* no son nativas pero se cultivan *Musa balbisiana* Colla, y los híbridos *M. acuminata* × *balbisiana* y *Musa* × *paradisica*. Se distribuyen predominantemente en la ecorregión de la selva paranaense del Noreste del país, un área muy amplia que concentra una parte sustancial de la biodiversidad del territorio y representa, junto con la Mata Atlántica brasileña, uno de los grandes sectores selváticos de América del Sur. Este sistema cubre en la actualidad la zona central y norte de la provincia de Misiones, en la Argentina y hacia el sur se extiende, fuera de esta zona, en forma de selvas ribereñas o marginales asociadas a los bordes de los cursos fluviales de la cuenca del Río de la Plata y llega hasta el estuario del río de La Plata en forma de selvas en galería, que son su continuación natural. En las selvas subtropicales del NO del país (provincias de Salta y Jujuy) crecen también especies nativas de *Canna* (Ciciarelli & Rolleri 2008) y *Heliconia* (Zuloaga et al. 2010).

Aquí se presenta un estudio de la morfología del polen, efectuada con microscopía de luz (ML) y electrónica de barrido (MEB), de los representantes nativos, naturalizados y también algunos cultivados de Zingiberales que crecen en humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina. Las especies seleccionadas son las siguientes: *Canna glauca*, *C. indica* (*Cannaceae*), *Thalia geniculata* y *Maranta leuconeura* (*Marantaceae*), la segunda de frecuente cultivo, *Strelitzia nicolai* y *S. reginae* (*Strelitziaceae*), *Hedychium coronarium* y *H. gardnerianum* (*Zingiberaceae*), estas últimas introducidas en el área por medio de cultivo pero naturalizadas y ocasionalmente invasoras. También se incluyó el polen de *Alpinia zerumbet*, originaria de los trópicos de Asia pero naturalizada en Brasil y cultivada asiduamente en el NE de Argentina, el de *Heliconia psittacorum*, originaria de Paraguay y frecuente en Misiones, *H. brasiliensis*, que

crece nativa en el NO y NE de Argentina (provincias de Salta y Misiones) en similares ambientes de selva lluviosa subtropical y *H. rostrata*, que crece desde Honduras hasta Bolivia y se cultiva en el norte de la Argentina.

Los taxones seleccionados son poco conocidos desde el punto de vista palinológico *Thalia geniculata* se describe por primera vez. Las especies argentinas de *Canna* fueron estudiadas por Ciciarelli & Rolleri (2008) y por Ciciarelli et al. (2010), de modo que aquí se incluye solamente un breve análisis de los caracteres más importantes de la familia y detalles de dos especies muy frecuentes en humedales rioplatenses, *Canna glauca* y *C. indica*, con el fin de ofrecer un análisis más completo de los tipos de polen de representantes del orden en la cuenca del Plata y áreas selváticas relacionadas.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó con materiales frescos recolectados en el curso de trabajos de campo, con muestras tomadas del herbario de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (LP) y, en el caso de los ejemplares cultivados y algunos naturalizados, con muestras de polen tomadas *in vivo* de las plantas existentes en los Jardines y Arboretum de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (UNLP) y del Jardín Botánico del Parque Saavedra de ciudad de La Plata. Una selección de los ejemplares utilizados se da a continuación de las descripciones de cada taxón.

Los granos de polen se describieron usando los términos que proponen Punt et al. (2007) y Hesse et al. (2009). Los aspectos considerados en las observaciones y descripciones fueron: simetría, forma y tamaño de los granos, espesor, estratificación y ornamentación de la pared. Desde el punto de vista funcional, los granos se consideran inaberturados; el término fue propuesto por primera vez por Iversen & Troels Smith (1950), utilizado por Punt et al. (2007) y Hesse et al. (2009) y se ha preferido en este trabajo en lugar del vocablo omniaberturado, original de Thanikaimoni (1984), que en este grupo se considera un sinónimo. Polenkit es el equi-

Tabla 1

Familias	Especies	Ornamentación exina	Espesor exina (μm)	Espesor máximo intina (μm)	Dimensión gramos (μm)	Pátinas, aglutinante, hebras, otros
<i>Canna-ceae</i>	<i>Canna glauca</i>	Equinada, micro-rugulada a rugado-plegada	1	8	66-80	Trifina
	<i>Canna indica</i>	Equinada, corrugado-rugada	1	2	40-63	Trifina
<i>Heliconiaceae</i>	<i>Heliconia brasiliensis</i>	Micro equinada homogénea, corpúsculos dispersos	0,8	2	70-80	Polenkit escaso
	<i>Heliconia psittacorum</i>	Micro equinada, homogénea, con perforaciones	0,5	4	64-74	Polenkit abundante
	<i>Heliconia rostrata</i>	Micro equinada	0,6	4	32-42, 16-18	Polenkit abundante
<i>Marantaceae</i>	<i>Maranta leuconeura</i>	Rugulada	0,5	3	100-105	No se observó
	<i>Thalia geniculata</i>	Lisa	0,8	3	70-75	No se observó
<i>Musaceae</i>	<i>Musa acuminata</i> × <i>balbisiana</i>	Rugulada	1	10	94-106	Polenkit abundante
	<i>Musa</i> × <i>paradisica</i>	Lisa	0,8	2	45-47	Polenkit abundante, elastina
<i>Strelitziaceae</i>	<i>Strelitzia nicolai</i>	Areolada, con microgránulos	1	10	94-106	Polenkit, hebras elastina
	<i>Strelitzia reginae</i>	Areolada, con microgránulos	0,5	7	100-110	Polenkit, hebras elastina
<i>Zingiberaceae</i>	<i>Alpinia zerumbet</i>	Equinada, espinas grandes cónicas, microrugulada	0,5	10	66-80	Polenkit, hebras elastina
	<i>Hedychium coronarium</i>	Microgranular, escasas micro espinas	0,8	8	64-76	Polenkit abundante
	<i>Hedychium gardnerianum</i>	Psilada	0,5	4	58-60	Polenkit abundante

valente en español de *pollenkitt* (Knoll 1930); se utiliza aquí para designar la sustancia pegajosa, generalmente originada a partir del tapete (Punt et al. 2007, Hesse 1981, Hesse et al. 2009), mencionada con frecuencia con el sinónimo más general de cemento polínico (Heslop-Harrison 1968).

El estudio se realizó con microscopio de luz (ML) y electrónico de barrido (MEB), sin tratamiento previo, debido a la necesidad de conservar la intina. Los granos de *Heliconia psittacorum* y *Thalia geniculata* fueron secados y fijados en punto crítico dado que colapsan fácilmente sin este proceso; los de *Maranta leuconeura* son especialmente frágiles ante el tratamiento, razón por la cual se describen pero no se ilustran.

Se efectuaron 30 mediciones en cada ejemplar, utilizando ML. En los granos esferoidales o elipsoidales se midió el diámetro mayor y en los oblados, heteropolares de *Heliconia*, el eje polar y el diámetro ecuatorial. En relación con el tamaño se siguió a Erdtman (1969) quien considera granos pequeños (menos de 10 μm), medianos (25-50 μm), grandes (50-100 μm), muy grandes (100-200 μm) y gigantes (más de 200 μm). En los granos equinados la densidad de las espinas se calculó por campos de 400 μm^2 .

Para la observación con MEB, los granos de polen se colocaron sobre cinta adhesiva doble faz, fueron metalizados con oro paladio y examinados con un microscopio JEOL JSM T-1100, en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

Para la determinación química de la sustancia de reserva de los granos en las especies estudiadas disponibles, se utilizó polen maduro de anteras dehiscentes recién coleccionadas. Se coloreó con Lugol (Johansen 1940) dentro de los 30 minutos de obtenido y examinado. La coloración tiene lugar con rapidez si hay presencia de almidón y se considera positiva cuando el citoplasma se colorea de castaño oscuro a negro-azulado. Para los estudios del polen de *Hedychium* y debido a que en la bibliografía se describen los granos sin almidón (Wang et al. 2004), se utilizó material fresco y material herborizado

con un año de antigüedad para observar posibles cambios relacionados con el tiempo de almacenamiento.

Resultados

En todos los taxones examinados de Zingiberales, con excepción de las especies de *Heliconia*, los granos son más o menos esferoidales o elipsoidales, apolares e inaberturados. En *Heliconia* son oblados, heteropolares, con el contorno ecuatorial circular y también presentan un área adelgazada de la pared en el polo distal, por lo que se designan como pseudoaberturados.

El esporoderma está formado por una exina comparativamente muy delgada y una intina mucho más desarrollada en espesor. La relación de grosor intina/exina puede ser muy amplia: es de 8:1 en *Alpinia* y *Musa*, de 6:1 en algunas especies de *Heliconia*, 5-6:1 en especies de *Strelitzia*, 2-4:1 en vista polar proximal de especies de *Heliconia* y en *Thalia*, y algo menor, 2:1 en *Hedychium* y *Musa*.

La exina es equinada, con espinas cónicas agudas 5-6 μm de altura y hasta 6 μm de base, con la superficie rugulada a rugada, en *Alpinia zerumbet* (Fig. 1A-B), equinada, con espinas cónicas más pequeñas, con bases angostas o anchas, de 2,5-3 μm en especies de *Canna* (Fig. 1C-D), con la superficie rugulada a marcadamente rugada. Es micro-equinada, con espinas cónicas bajas, que no sobrepasan 1 μm de altura y anchura de sus bases, distribuidas uniformemente en una superficie con microporforaciones dispersas con un patrón regular, en *Heliconia psittacorum* (Fig. 1E-F) y *H. brasiliensis*; las especies de este género tienen granos bastante similares, heteropolares, funcionalmente monoporados, con una exina de grosor variable, generalmente más delgada en el polo proximal que en el distal.

La exina es rugada en *Musa acuminata* × *balbisiana* (Fig. 2A-B), rugulada en *Maranta leuconeura* y *Strelitzia regina* (Fig. 3A-B). Es areolada en *Strelitzia nicolai* (Fig. 2C-D), rugulada a casi lisa en *Hedychium coronarium* (Fig. 3E), *H. gardnerianum* (Fig. 3C-D), lisa en *Thalia geniculata* (Fig. 3) y *Musa*

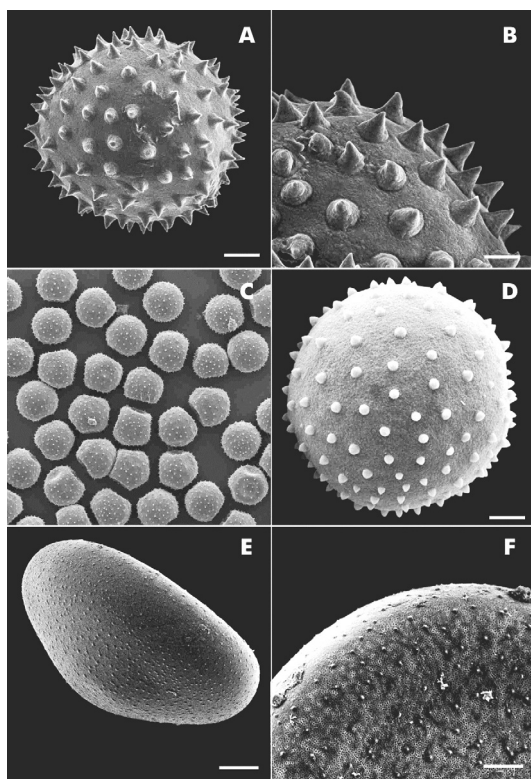


Figura 1. Zingiberales, granos de polen con ornamentación equinada. **A-B:** *Alpinia zerumbet*. **A:** grano entero, equinado. **B:** detalle en **A**. **C:** *Canna glauca*.

D: *C. indica*. **E-F:** *Heliconia psittacorum*. **E:** granos heteropolares, micro-equinados, perforados. **F:** detalle de ornamentación y perforaciones de la pared. Barra: 10µm en **A, D, E**; 5µm en **B, F**.

x paradisiaca, que presenta granos unidos en másulas compactas (Fig. 4B-C).

En casi todos los taxones estudiados, con excepción de *Thalia geniculata*, es común la presencia de polenkit que mantiene unidos a los granos de polen. La naturaleza, origen y aspecto de este aglutinante pueden ser muy diferentes. Es sumamente abundante en *Heliconia*, *Hedychium* y *Musa*. En *Hedychium* y en *Musa* el polenkit permite que los granos conserven la forma de la antera constituyendo una másula o agregado que no es resistente a la acetólisis (Fig. 4C). En *Strelitzia* se encontraron hebras celulares que mantienen unidos los granos, probablemente de naturaleza proteínica y sin resistencia a la acetólisis (Fig. 2D).

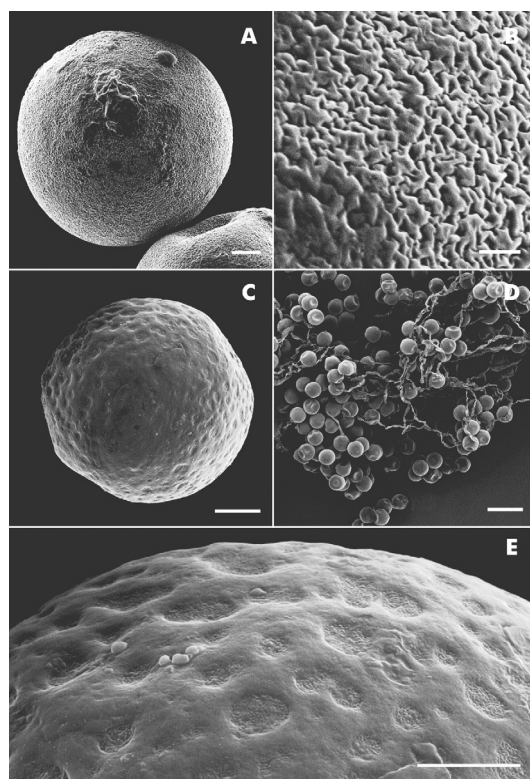


Figura 2. Zingiberales, granos de polen con ornamentación muriforme. **A:** *Musa acuminata* × *balbisiana*, ornamentación rugada, con muros gruesos. **B:** detalle en **A**. **C-D:** *Strelitzia nicolai*. **C:** grano entero, con ornamentación rugulado-areolada. **D:** granos unidos con hebras de elastina.

E: detalle de la ornamentación en **C**, fondo de las areolas micro-rugulado. Barra: **A:** 10 µm, **B:** 2 µm, **C:** 20 µm, **D:** 200 µm, **E:** 10 µm.

En especies de *Canna* son muy comunes las pátinas de trifina, sustancia procedente de la desintegración del tapete y que contiene materiales de las membranas rotas de las organelas celulares de aquél. La trifina no aparece como una capa completa sino en forma de manchas esporádicas de extensión variable, ya que en *Canna* el tapete plasmodial no fusiona sus células para formar el típico periplasmodio que invade el lóculo de la antera y envuelve los microsporocitos para nutrirlos sino que sus células invaden individualmente el lóculo sin formar periplasmodio.

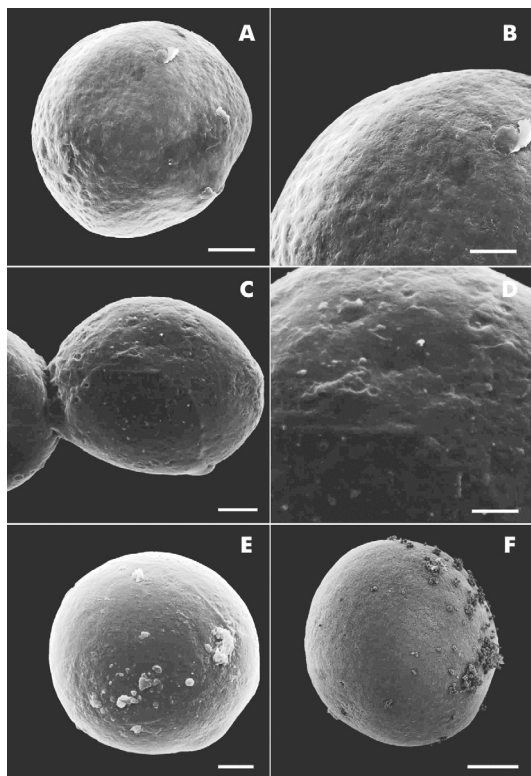


Figura 3. Zingiberales granos de polen con ornamentación muriforme y lisos. **A-B:** *Strelitzia reginae*. **A:** grano rugulado-areolado, con partes de la exina desprendidas. **B:** detalle de la ornamentación. **C-D:** *Hedychium gardnerianum*. **C:** granos unidos por polenkit. **D:** detalle de la pared con pátina gruesa de polenkit. **E:** *H. coronarium*, grano psilado. **F:** *Thalia geniculata*, grano psilado con algunos corpúsculos distribuidos irregularmente. Barra: A, F: 20 μm , B, C, E: 10 μm , D: 5 μm .

Los granos de todos los taxones estudiados incluyendo a las dos especies de *Hedychium* dieron resultado positivo a la coloración con solución de Lugol, por la presencia de almidón como reserva.

Descripción de los granos de polen

Cannaceae

Canna glauca L.

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes, de 66-80 μm de diámetro. Exi-

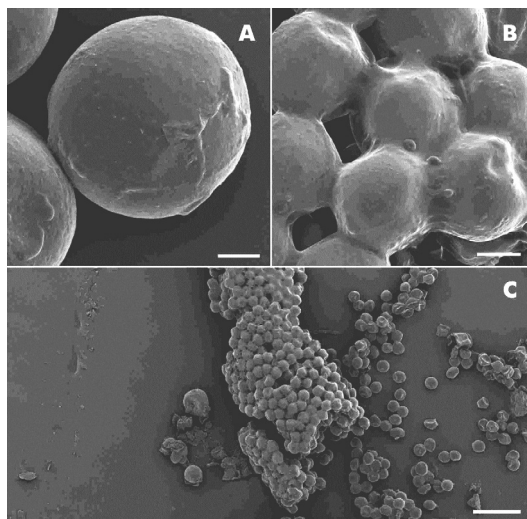


Figura 4. Zingiberales, granos psilados o lisos. **A-C:** *Musa x paradisiaca*. **A:** grano liso. **B:** varios granos unidos por abundante polenkit. **C:** masa retirada de una antera con los granos de polen unidos por polenkit. Barra: A: 10 μm , B: 20 μm , C: 200 μm .

na muy delgada, de menos de 1 μm de espesor, gris oscuro, micro-rugulada a micro-reticulada, a veces casi rugado-plegada; extendida hasta la base de las espinas, intina de mayor grosor que la exina, hasta de 8 μm . Ornamentación equinada, con espinas más claras y brillantes que la exina, cónicas agudas, más altas que anchas, de $2,5 \times 3 \mu\text{m}$, distribuidas con una densidad de 8-10 espinas/campo de 400 μm^2 . Superficie de las espinas lisa, granular en la base. (Fig. 1C).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** Ensenada, Punta Lara, Cabrera 4897, 617 (ambos LP). La Balandra, Ciciarelli et al. 19 (LP). Ensenada, Punta Lara, Cabrera 731 (LP). **Corrientes:** Saladas, Tabay, s. coll. 3692 (SI). **Entre Ríos:** Concordia, Schulz 134605 (LIL). Federación, Isthilart, Schulz 559 (SI). **Formosa:** Laishi, ruta prov. 5 entre Laishi y Tatané, Guaglianone et al. 716 (SI). **Brasil: Rio Grande do Sul:** Arroyo Chantota, Krapovickas & Cristobal 34231 (SI).

Canna indica L.

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, medianos a grandes, de 40-63 μm de diá-

metro. Exina muy delgada, de menos de 1 μm de espesor, gris, micro corrugado-reticulada a rugado-plegada, extendida hasta la base de las espinas, intina de mayor espesor que la exina, hasta de 8 μm . Ornamentación equinada, con espinas más claras, cónicas agudas, de $3,5 \times 3 \mu\text{m}$, distribuidas con una densidad de 9-13 espinas/campo de $400 \mu\text{m}^2$. Superficie de las espinas lisa, granular en la base. (Fig. 1D).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** La Plata, Gonnet, cerca de Papini y Bordenave, *Delucchi* 2342 (LP). Ensenada, Punta Lara, *Dawson* 943 (LP). **Chaco:** sin localidad, *Baggi* 3166 (SI). **Corrientes:** Capital, Isla Meza, *Rodrigo* 837 (LP). **Santa Fe:** Obligado, Tacuarendí, *Pire* 740 (SI). **Brasil: Santa Catarina:** Xaxim, *Smith y Reitz* 12497 (SI). **Paraguay: Presidente Hayes:** Colonia Menonita, Misión Nueva Vida, *Arenas* 1561 (SI).

Heliconiaceae

Heliconia brasiliensis Hooker f.

Granos subesferoidales, heteropolares, oblados en vista ecuatorial, y casi circulares en vista polar, pseudoaberturados, grandes de 70-80 μm de diámetro en vista ecuatorial. Exina delgada, de 0,8 μm , Intina de mayor espesor, hasta de 2 μm . Ornamentación micro-equinada. Corpúsculos de diferente tamaño dispuestos en forma irregular sobre la superficie del esporoderma, no pertenecientes a la exina. Escaso polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Misiones:** Iguazú, *Vanni* 3592 (CTES). **Paraguay: Caaguazú:** Parque Nacional Guayakí, *Fabris & Crisci* 7165 (LP).

Heliconia psittacorum L.

Granos subesferoidales, heteropolares, oblados en vista ecuatorial, y casi circulares en vista polar, pseudoaberturados, grandes de 64-74 μm de diámetro ecuatorial. Exina delgada, de 0,5 μm . Intina de mayor espesor, hasta de 4 μm , con dos capas claramente visibles y bien delimitadas. Ornamentación micro-equinada, con espinas cónicas de hasta 1 μm de altura, distribuidas con una densidad de 85 (95) 100 espinas/campo de $400 \mu\text{m}^2$ y sepa-

radas una de otra por áreas de extensión variable, de entre 25 y $100 \mu\text{m}^2$ con la superficie del esporoderma micro-perforada y lisa, que forman un patrón más o menos regular de bandas perforadas y bandas compactas. Abundante polenkit. (Fig. 1E-F).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Misiones:** Cerro Azul, *de La Sota, Biancolini, Deferrari, Roller* 6100 (LP). Leandro N. Alem, Cerro Azul, *Krapovickas & Cristóbal s. n.* (LP). **Brasil: Río de Janeiro:** Angra dos Reis, *Passarelli* 130 (LP).

Heliconia rostrata Ruiz & Pav.

Granos de formas diferentes en la misma muestra, todos oblados, inaberturados pero variables, heteropolares con contorno ecuatorial circular y también elipsoidales o esféricoidales con contorno triangular. Tamaño también variable, los esféricoidales medianos (32-42 μm) y los triangulares más pequeños (16-18 μm). Intina de 4 μm . Ornamentación micro-equinada. Abundante polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Misiones:** Puerto Esperanza, *Daciuk* 1852 (LP). **Colombia: Chocó:** *Lellinger & de La Sota* 607 (LP). **Brasil: Río de Janeiro:** Angra dos Reis, *Passarelli* 131 (LP).

Marantaceae

Maranta leuconeura E. Morren

Granos esféricoidales, apolares, inaberturados, grandes a muy grandes, hasta de 100-105 μm de diámetro. Exina delgada, de 0,5 μm de espesor, Intina de hasta 3 μm de espesor. Ornamentación rugulada, con pequeños mamelones. No se observó polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires,** La Plata, Jardines y Arboretum Facultad de Ciencias Agronómicas y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. *Passarelli* 133 (LP).

Thalia geniculata L. (Fig. 3F)

Granos esféricoidales, apolares, inaberturados, grandes, de 70-75 μm . Exina delgada, de 0,8 μm . Intina hasta de 3 μm . Ornamentación lisa a microgranular. No se observó polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** Capital Federal, Reserva Costanera Sur, *Delucchi* 3206 (LP).

Ramallo, *Torres Robles & Trevisán* 723 (LP). Isla Martín García, *Hurrell & Jankowski* 4252 (LP). Isla Martín García, *Hurrell, Ulibarri, Jankowski & Rodríguez* 4348 (LP). Isla Martín García, *Hurrell, Belgrano, Jankowski & Mehlreter* 3869 (LP). **Corrientes:** Concepción, *Pedersen* 9087 (LP).

Musaceae

Musa acuminata × *balbisiana* Colla

Granos esferoidales apolares, inaberturados, grandes a muy grandes, de 94-106 µm de diámetro. Exina delgada, de 1 µm de espesor; intina muy gruesa, hasta de 10 µm, dividida en dos capas, la más externa con canales visibles con ML. Ornamentación rugulada. Abundante polenkit rodeando los granos. (Fig. 2A, B).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** La Plata, Jardines y Arboretum Facultad de Ciencias Agronómicas y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. *Passarelli* 135 (LP).

Musa × *paradisiaca* L.

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, medianos, de 45-47 µm de diámetro. Exina delgada, de 0,8 µm. Intina de 2 µm de espesor. Ornamentación ausente, superficie de la exina lisa con abundante polenkit que mantiene unidos los granos, formando una masa de polen compacta (puede extraerse por completo con una aguja histológica). Presencia de hebras de elastina que mantienen unidos a los granos de polen. Abundante polenkit. (Fig. 4A, B, C).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** Capital Federal, Reserva Costanera Sur, *Delucchi* 3206 (LP). Isla Martín García, *Hurrell, Ulibarri, L. Jankowski & Rodríguez* 4348 (LP).

Strelitziaceae

Strelitzia nicolai Regel & K. Koch

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes, de 95-97 µm. Exina muy delgada, de 0,5 µm; intina gruesa, hasta de 10 µm, en la que se distinguen claramente dos zonas o capas. Ornamentación areolada, con microgránulos. Abundantes hebras de elastina

que mantienen unidos a los granos de polen. (Fig. 2C, D, E).

Ejemplares de referencia seleccionados:

Argentina: Buenos Aires: La Plata, Jardines y Arboretum Facultad de Ciencias Agronómicas y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, Jardín Botánico Parque Saavedra y Paseo del Bosque, *Passarelli* 138 y 139 (LP).

Strelitzia reginae Banks

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes a muy grandes, de 100-110 µm de diámetro. Exina delgada, de 0,8 µm de espesor, intina gruesa, hasta de 7 µm. Ornamentación ausente, superficie de la exina lisa pero con microgránulos dispersos en forma irregular. Abundante polenkit que aglutina a los granos junto a hebras de elastina. (Fig. 3A, B).

Ejemplares de referencia seleccionados:

Argentina: Buenos Aires: Capital Federal, Reserva Costanera Sur, *Delucchi* 3206 (LP). Isla Martín García, *Hurrell, Ulibarri, Jankowski & Rodríguez* 4348 (LP).

Zingiberaceae

Alpinia zerumbet (Pers.) B. L. Burtt et R. M. Sm.

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes, de 66-80 µm. Exina delgada, de 0,5 µm, intina de 7-10 µm. Ornamentación equinada, con espinas cónicas agudas de 4-5 µm de altura, con base ancha, de hasta 6 µm, próximas y uniformes. Superficie de la exina y las espinas micro-rugulada, homogénea. (Fig. 1A, B).

Ejemplares de referencia seleccionados:

Brasil: Rio de Janeiro: jardines de la Universidad Federal do Rio de Janeiro, Cidade Universitária, cultivado. Preparado definitivo reserva en Palinoteca LEAVES, *Passarelli* 140 y 142.

Hedychium coronarium J. Koenig

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes, de 64-76 µm. Exina delgada, de hasta 0,8 µm, intina desde 4 y hasta 8 µm de espesor. Ornamentación micro-equinada, elementos dispersos. Abundante polenkit. Los granos se unen en el surco que forma el estambre fértil y así en masa se depositan sobre el estigma. (Fig. 3E).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Misiones:** Iguazú, Parque nacional Iguazú, *Delucchi 447* (LP). **Buenos Aires:** Ensenada, Isla Santiago, *Hurrell, Ulibarri, Buet, Puentes & Bazzano 6940* (LP). Berisso, Isla Paulino, *Buet 251* (LP). Isla Martín García, *Hurrell, Belgrano & Mehlreter 3826* (LP). La Plata, Punta Lara, *Cabrera 9914* (LP).

Hedychium gardnerianum Sheppard ex Ker-Gawler

Granos esferoidales, apolares, inaberturados, grandes, de hasta 58-60 μm de diámetro. Exina muy delgada, de 0,5 μm , intina hasta de 4 μm de espesor. Ornamentación psilada. Abundante polenkit. Los granos se unen en el surco que forma el estambre fértil y así en masa se depositan sobre el estigma. (Fig. 3C, D).

Ejemplares de referencia seleccionados: **Argentina: Buenos Aires:** La Plata, Jardines y Arboretum Facultad de Ciencias Agronómicas y Forestales, Universidad Nacional de La Plata y Paseo del Bosque, borde de lago artificial, *Passarelli & Roller 145 y 146* (LP).

Discusión

Se ha realizado un detallado estudio palinológico de los taxones de Zingiberales presentes en humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina, tanto autóctonos como introducidos y naturalizados, incluyendo algunos cultivados. Se encontraron granos esferoidales, oblatos, apolares y heteropolares, inaberturados y pseudoaberturados, con exinas delgadas e intinas gruesas con dos capas. La superficie de los granos presenta ornamentación equinada, muriforme rugada o rugulada, areolada o psilada. El polen de *Thalia geniculata*, *Strelitzia nicolai* y *Musa acuminata* x *balbisiana* se describen por primera vez. Se hallaron además, otros rasgos destacables, como hebras de elastina en *Strelitziaceae* y polenkit, más o menos abundante, en *Heliconiaceae* y *Musaceae*.

El polen inaberturado está ampliamente difundido en las Monocotiledóneas y presente en la mayoría de las Zingiberales, con excepción de granos espiroaberturados de *Cos-*

taceae y monosulcados de algunas *Zingiberaceae*. La exina siempre se presenta como una capa delgada y la intina, con dos capas, tiene un espesor que generalmente es de dos y hasta de seis veces el de la exina. La condición de la exina delgada se relacionaría con la capacidad de abertura de los granos, ya que se considera que éstos son capaces de germinar por cualquier zona de la pared (Skvarla & Rowley 1970). Según Kress et al. (1982) la exina muy delgada o parcialmente ausente de Zingiberales sería la causa del corto período de viabilidad del polen y además esta capa no interviene en la función harmomegata de la pared, dado que el grano de polen está completamente hidratado en el momento de anthesis. La intina gruesa, con dos capas y cámaras, además de una exina delgada fue descrita también por Furness & Rudall (1999) y Kress et al. (1982). La intina de *Heliconia* presenta canales sólo en la zona distal del grano por donde emerge el tubo polínico (Stone et al. 1979). La presencia de una intina gruesa sería una ventaja en ambientes de humedal, y podría relacionarse con la evitación de la deshidratación de los granos con pared externa muy fina.

Los tipos de ornamentación hallados son los equinados (típicos o micro-equinados), en *Cannaceae*, *Heliconiaceae* y algunas *Zingiberaceae* y los muriformes (típicos o micro muriformes), como rugados y rugulados, además de los areolados y los lisos o psilados, presentes en *Musaceae*, *Strelitziaceae* y *Zingiberaceae*. En todas las *Cannaceae* (Ciccarelli et al. 2010) y en *Alpinia* (*Zingiberaceae*) los tipos equinados son característicos, con espinas cónicas bien desarrolladas, de hasta 6 μm de altura y ancho basal, y con la superficie entre espinas rugulada o rugada. En las *Heliconiaceae* estudiadas la ornamentación es micro-equinada, con espinas que apenas alcanzan 1 μm de altura y superficie entre espinas notoriamente micro-perforada, con un patrón muy uniforme, un tipo de ornamentación que también se encuentra en otras *Heliconiaceae* (Kress et al. 1978, Sanabria et al. 2007). Las especies estudiadas de *Heliconia* presentan granos medianos a grandes, pseudoaberturados, con un área adelgaza-

da visible incluso con ML, en coincidencia con Kress *et al.* (1978).

En *Marantaceae*, *Thalia geniculata* exhibe granos lisos, micro-granulados, de tamaño grande y *Maranta leuconeura* granos rugulados. En ambos casos el polen se libera de la antera y se deposita en una cavidad subapical del estilo (presentación secundaria) antes de la antesis. En las *Musaceae* analizadas la ornamentación varía y los granos son rugados en *Musa acuminata* \times *balbisiana* o lisos, como en *Musa* \times *paradisiaca*. En los lisos, el polenkit es notablemente abundante y se presentan hebras de elastina relacionadas con polinización zoófila y un síndrome que respondería a quiropterofilia (Fleming *et al.* 2009). Los granos rugados de *Musaceae* son novedosos en el género. En *Strelitziaceae* se observaron granos areolados, un carácter no mencionado hasta el momento, o lisos, en general esferoidales, con una gruesa intina que presenta canales formados por evaginación de la membrana plasmática (Kress & Stone 1982) y con hebras que serían derivadas de la pared del estomio (Kronstedt-Robards 1996).

Las *Zingiberaceae* representan una de las familias más estudiadas y dada su amplitud todo nuevo aporte sobre su palinología es importante en la taxonomía y la filogenia del grupo. En este trabajo se encontraron granos grandes, inaberturados, con esporoderma liso, en especies de *Hedychium*. En la familia se han descrito granos inaberturados, como los observados aquí, y también con aberturas (monosulcados) y otros tipos de ornamentación (lisos, equinados, papilosos, verrucosos, etc.) tales como los analizados por Mangaly & Nayar (2008) y Chen & Nian-He (2011). Kress (2001) consideró una apomorfía al polen aberturado y la exina poco desarrollada de Zingiberales, en tanto que Zavada (1983) consideró, opuestamente, que la reducción en el número de aberturas y en el espesor de la exina serían caracteres avanzados.

La presencia de abundante polenkit en algunos taxones del orden ha sido mencionada anteriormente por Kress (1981). Los compuestos aglutinantes que favorecen la dispersión masiva del polen se considera de impor-

tancia biológica e indispensable en los granos escasamente ornamentados, como se observó aquí en *Musa* y *Hedychium*, en las que la antera completa o casi completa puede ser obtenida en una visita del agente polinizador. Los hilos conectores del polen, derivados de la rotura de las paredes celulares son frecuentes en *Musaceae* y serían diferentes de los tipos celulares vistos en *Strelitziaceae* (Rose & Barthlott 1995, Simão *et al.* 2007). En *Marantaceae* el polen es liberado de forma explosiva cuando la flor es visitada por los polinizadores ya que el estilo sostenido por el estaminodio se suelta rápidamente (Yeo 1993) y en este caso, la falta de ornamentación del esporoderma y la ausencia de polenkit en *Thalia geniculata*, serían adaptaciones al modo de liberación del polen.

En relación con la reserva de almidón, parecería que el orden Zingiberales es el más uniforme en cuanto a la presencia de este compuesto en los granos de polen, y que estaría ausente en granos de otras comelinoides (Zona 2001). Según Wang *et al.* (2004) falta en *Hedychium coronarium*, pero sí fue observado aquí para esa especie y para *H. gardnerianum*.

El orden Zingiberales es muy amplio y los estudios palinológicos son escasos. En buena medida esta escasez puede deberse a la fragilidad del esporoderma y a las dificultades para observar los granos completos. Los estudios filogenéticos indican que el orden Zingiberales es monofilético (Freire Fierro 2004) y que las familias *Cannaceae*, *Marantaceae*, *Zingiberaceae* y *Costaceae* forman a la vez, un clado monofilético caracterizado por una marcada reducción del androceo (un solo estambre funcional), estaminodios petaloides, llamativos y semillas perispermadas (Judd *et al.* 2002). En este clado, *Cannaceae* y *Marantaceae* presentan flores asimétricas y media antera funcional. Los tipos de ornamentación presentes en esas familias son lisos, rugulados y equinados. *Musaceae* se relacionaría con *Heliconiaceae* y *Strelitziaceae* (incluyendo *Lowiaceae*) y *Zingiberaceae* (+*Costaceae*), y, nuevamente, los tipos de ornamentación son lisos, rugulados, marcadamente rugados y micro-equinados. Theilade

et al. (1993) describieron la ornamentación en varias especies de *Zingiber*, con tipos rugados, con muros muy gruesos y en algunos casos, espiralados, mientras que Mangaly & Nayar (2008) encontraron varios tipos de ornamentación en *Zingiber* y otros géneros, que describieron como espinosas (*Alpinia*), papilosas, verrucosas, estriadas, etc. Si se exceptúan los tipos de ornamentación, toda la bibliografía indicaría que las coincidencias en

las familias están más relacionadas con los caracteres del esporoderma (exina, intina) que con su ornamentación. Es posible que convenga aquí recordar la propuesta de Walker & Doyle (1975), que consideraron la ornamentación un carácter evolutivo reversible o sujeto a variaciones, mientras que la estructura del esporoderma sería más estable y por lo tanto, más importante para evaluar las afinidades entre las familias en el orden.

Referencias bibliográficas

- APG II. Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linnean Soc.* 141: 399-436.
- APG III. Angiosperm Phylogeny Group III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linnean Soc.* 161: 105-121.
- Bleiweiss, R. 1998. Tempo and mode of hummingbird evolution. *Biol. J. Linnean Soc.* 65: 63-76.
- Chase, M. W.; Stevenson, D. W.; Wilkin, P. & Rudall, P. J. 1995. *Monocot systematic: a combined analysis*. En: P. J. Rudall, P. J. Cribb & D. F. Cutler (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*: 685-730. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Chase, M. W.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Rudall, P. J.; Fay, M. F.; Hahn, W. H.; Sullivan, S.; Givnish, J. T.; Sytsma K. J. & Pires, J. C. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. En: K. L. Wilson & D. A. Morrison (eds.) *Monocots systematics and evolution*: 3-16. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Chen, J. & Xia, N.-H. 2011. Pollen morphology of Chinese *Curcuma* L. and *Boesenbergia* Kuntz (*Zingiberaceae*): taxonomic implications. *Flora* 206: 458-467.
- Ciciarelli, M. M. & Roller, C. 2008. Morfología, taxonomía y caracterización de siete especies neotropicales del género *Canna* (*Cannaceae*, Zingiberales). *Bot. Complut.* 32:157-184.
- Ciciarelli, M. M.; Passarelli, L. M. & Roller, C. H. 2010. Morfología del polen en especies de *Canna*(*Cannaceae*) y su implicancia sistemática. *Rev. Biol. Trop.* 58: 63-79.
- Cronk, Q. & Ojeda, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J. Exp. Bot.* 59: 715-727.
- Dahlgren, R. M. T. & Rasmussen, F. N. 1983. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation. *BMC Evol. Biol.* 16: 255-395.
- Dahlgren, R.; Clifford, H. & Yeo, P. 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Duvall, M. R.; Clegg, M. T.; Chase, M. W.; Clark, W. D.; Kress, W. J.; Eguiarte, L. E.; Smith, J. F.; Gaut, B. S.; Zimmer, E. A. & Learn Jr., G. H. 1993. Phylogenetic hypotheses for the Monocotyledons constructed from rbcL sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607-619.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of palynology*. Verlag Munksgaard, Copenhagen.
- Fleming, T. H.; Geiselman, C. & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Ann. Bot.* 197: 1-27.
- Freire Fierro, A. 2004. *Botánica sistemática ecuatoriana*: 79-91. Missouri Botanical Garden, FUN-DACYT, QCNE, RLB y FUNBOTANICA. Murray Print, St. Louis.
- Furness, C. A. & Rudall, P. J. 1999. Microsporogenesis in monocotyledons. *Ann. Bot.* 84: 475-499.
- Furness, C. A. & Rudall, P. J. 2001. Pollen and anther characters in monocot systematics. *Grana* 40:1-2, 17-25.
- Heslop-Harrison, J. 1968. Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium*. *New Phytol.* 67: 779-786.
- Hesse, M. 1981. Pollenkitt and viscin threads: their role in cementing pollen grains. *Grana* 20: 145-152.
- Hesse, M. & Waha, M. 1983. The fine structure of the pollen wall in *Strelitzia reginae* (*Musaceae*). *Plant Syst. Evol.* 141: 285-298.

- Hess, M.; Halbritter, H.; Zetter, R.; Weber, M.; Buchner, R.; Frosch-Radivo, A. & Ulrich, S. 2009. *Pollen terminology. An illustrated handbook*. Springer Verlag, Vienna, Austria.
- Iversen, J. & Troels-Smith, J. 1950. Pollen morphologische Definitionen und Typen. *Danmarks geologiske undersøgelse*, ser. 4, 3: 1-54.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. New York, London, McGraw-Hill Book Company, Inc.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F. & Donoghue, M. J. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*, 3rd ed. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates.
- Knoll, F. 1930. Über Pollenkitt und Bestäubungsart. *Zeitschrift für Botanik* 23: 610-675.
- Kress, W. J. 1981. New Central America taxa of *Heliconia* (*Heliconiaceae*). *J. Arnold Arbor.* 62: 243-260.
- Kress, W. J. 1990. The phylogeny and classification of the Zingiberales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 698-721.
- Kress, W. J. 1995. Phylogeny of the Zingiberanae: morphology and molecules. En: P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, & C. J. Humphries, *Monocotyledons: systematics and evolution*: 443-460. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Kress, W. J. & Stone, D. E. 1982. Nature of the sporoderm in monocotyledons, with special reference to the pollen grains of *Canna* and *Heliconia*. *Grana* 21: 129-148.
- Kress, W. J.; Stone, D. E. & Sellers, S. C. 1978. Ultrastructure of exine-less pollen: *Heliconia* (*Heliconiaceae*). *Am. J. Bot.* 65:1064-1076
- Kress, W. J.; Prince, L. M.; Hahn, W. J. & Zimmer, E. A. 2001. Unraveling the evolutionary radiation of the families of the Zingiberales using morphological and molecular evidence. *Syst. Biol.* 50: 926-944.
- Kronstedt-Robards, E. 1996. Formation of the pollen-aggregating threads in *Strelitzia reginae*. *Ann. Bot.* 77: 243-250.
- Mahanty, H. K. 1970. A cytological study of the Zingiberales with special reference to their taxonomy. *Cytologia* 35: 13-49.
- Mangaly, J. K. & Nayar, J. 1990 (2008 online). Palynology of South Indian Zingiberaceae. *Bot. J. Linnean Soc.* 103: 351-366.
- Mcguire, J. A.; Witt, C. C.; Altshuler, D. & Remsen, J. V. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and Maximum Likelihood Analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Syst. Biol.* 56: 837-856.
- Mcguire, J. A.; Witt, C. C.; Remsen, J. V.; Ammon, C.; Rabosky, D.; Altshuler, D. & Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr. Biol.* 24: 910-916.
- Punt, W.; Blackmore, S.; Nilsson, S. & LeThomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Paleob. Palyno.* 143: 1-81.
- Ramírez, S. R.; Roubik, D. W.; Skov, C. & Pierce, N. E. 2010. Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biol. J. Linnean Soc.* 100: 552-572.
- Rose, M. J. & Barthlott, W. 1995. Pollen-connecting threads in *Heliconia* (*Heliconiaceae*). *Plant Syst. Evol.* 195: 61-65.
- Rowley, J. R. & Skvarla, J. J. 1974. Origin of the inner intine in pollen of *Canna*. En: *Proc. 32nd Annual Meeting of the Electron Microscopy Society of America*: 84-85.
- Sanabria, M. E.; Maciel, N.; Cumana, L. J. & Delgado, R. E. 2007. Estudio del grano de polen en especies del género *Heliconia* L. bajo el microscopio óptico. *Rev. Fac. Agron. LUZ* 24: 22-33.
- Sato, D. 1948. The karyotypes and phylogeny in Zingiberales. *Japan J. Gene.* 23: 44-45.
- Sato, D. 1960. The karyotype analysis in Zingiberales with special reference to the protokaryotype and stable karyotype. *Scientific Papers of the College of General Education, University of Tokyo* 10: 225-273.
- Simão, D. G.; Scatena, V. L. & Bouman, F. 2007. Anther development, microsporogenesis and microgametogenesis in *Heliconia* (*Heliconiaceae*, Zingiberales). *Flora* 202: 148-160.
- Skvarla, J. J. & Rowley, J. R. 1970. The pollen wall of *Canna* and its similarity to the germinal apertures of other pollen. *Am. J. Bot.* 57: 519-529.
- Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Chase, M. W.; Mort, M. E.; Albach, D. C.; Zanis, M.; Savolainen, V.; Hahn, W. H.; Hoot, S. B.; Fay, M. F.; Axtell, M.; Swensen, S. M.; Prince, L. M.; Kress, W. J.; Nixon, K. C.; Farris, J. S. et al. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18S rDNA, rbcL and atpB sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.

- Song, J.-J.; Liao, J.-P.; Tang, Y.-J. & Chen, Z.-Y. 2004. Chromosome numbers in *Orchidantha* (Lowiaceae) and their biogeographic and systematic implications. *Ann. Bot. Fenn.* 41: 429-433.
- Stone, D. E.; Sellers, S. C. & Kress, W. J. 1979. Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 701-730.
- Stone, D. E., Sellers, S. C. & Kress W. J. 1981. Ontogenetic and evolutionary implications of a neoteneous exine in Tapeinochilos (Zingiberales: Costaceae) pollen. *Am. J. Bot.* 48: 49-63.
- Stone D. E. 2009. Developmental evidence for the convergence of *Sassafras* (Laurales) and *Heliconia* (Zingiberales). *Pollen* 26: 179-191.
- Thanikaimoni, G. 1984. Omniaperturate *Euphorbiaceae* pollen with striate spines. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 54: 305-325.
- Theilade, M. L.; Mørsk-Møller, J. & Larsen, K. 1993 (online 2009). Pollen morphology and structure of *Zingiber* (Zingiberaceae). *Grana* 32: 338-342.
- Tripp, E. A. & Mcdade, L. A. 2014. Time-calibrated phylogenies of hummingbirds and hummingbird-pollinated plants reject hypothesis of diffuse co-evolution. *Aliso* 31: 89-103.
- Walker, J. W. & Doyle, J. A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 661-723.
- Wang, Y.; Zhang, D. & Chen, Z. 2004. Pollen histochemistry and pollen: ovule ratios in *Zingiberaceae*. *Ann. Bot.* 94: 583-591.
- Web: <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/orders/zingiberalesweb.htm> (consultado online 27-07-2015).
- Williams, P. H. 1982. The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr.). *J. Apic. Res.* 21: 236-245.
- Yeo, P. F. 1993. Secondary pollen presentation. Form, function and evolution. *Plant Syst. Evol., Suppl.* 6: 1-268.
- Zavada, M. 1983. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *Bot. Rev.* 49: 331-379.
- Zona, S. 2001. Starchy pollen in commelinoid monocots. *Ann. Bot.* 87: 109-116.
- Zucchi, R.; Camargo, J. M. F. & Sakagami, S. F. 1969. Biological observations on a Neotropical bee, *Eulaema nigrata*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apoidea). A comparative study. *J. Fac. Sci. Hokkaido University, Zool., Sapporo* 17: 271-380.
- Zuluoga, F. O.; Morrone, O. & Belgrano, M. J. 2010. *Catálogo de plantas vasculares del Cono Sur*. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>. Consultado julio 2015.